УДК 619.611:591.4

С. К. Рудик

ПОДЪЯЗЫЧНАЯ КОСТЬ ОЛЕНЕЙ

Изучением подъязычной кости, в основном домашних животных, занимались многие исследователи (Andres, 1925; Braun, 1906; Gregoire, 1909; Jordan, 1962; Howes, 1896; Kampen, 1905; Leliévre, Retterer, 1910; Monteiro, 1923; Rabl, 1887; Spraque, 1943), однако ее морфо-функциональные особенности все еще остаются неясными.

Известно, что, являясь местом фиксации мышц языка, глотки, хрящей гортани, она принимает участие в актах захватывания, обработки и глотания пищи, а также в проведении воздуха в гортань.

В настоящей статье освещены морфо-функциональные особенности подъязычной кости пяти видов оленей, обитающих на территории Украины (Житомирская, Киевская и Крымская области): косули, европейской лани, пятнистого оленя, благородного оленя и лося. Спектр питания этих видов достаточно широк. Если косуля питается нежными листьями, почками и растениями, то в рационе лося преобладает грубый корм — ветви, побеги, откусываемые с помощью прямоляров.

При исследовании устанавливали величину отдельных частей кости, их индексы (отношение длины к ширине), массу, характер соединения частей кости, положение подъязычной кости (базигиоида) относительно переднего конца основания мозгового отдела черепа (пресфеноида). Особое внимание обращали на относительную величину частей подъязычной кости. Единицей измерения принята длина основания мозгового отдела черепа, поскольку этот отдел характеризуется наибольшим постоянством относительной величины, определяемой длиной ствола головного мозга — филогенетически наиболее старым и наиболее стабильным по величине отделом головного мозга у различных животных (Wyrost, Kucharczyk, 1967, 1968; Рудик, 1970). Наряду с традиционными методиками морфометрических исследований впервые был использован один из методов биомеханики — определение предела прочности кости при изгибе $\sigma = \frac{P \frac{l}{2} \cdot h}{I}$ и предельного разрушающего момента силы $M = P \cdot \frac{l}{2}$, где σ — предел прочности кости, кг/мм^2; M — предельный разрушающий момент силы, кг·мм; P — предельная изгибная нагрузка на кость в точке разрушения, кг; l — расстояние между опорами при изгибе, мм; h — расстояние от центра тяжести сечения, в котором происходит разрушение кости, до наиболее удаленной точки сечения, по перпендикуляру к оси минимального момента инерции, мм; I — наименьший (центральный) момент инерции сечения кости в точке разрушения, мм^4;

Моменты инерции вычисляли по принятым в биомеханике методам (Боголюбов, 1940; Мельник, Клыкова, 1976). Для исследования брали среднюю часть стилогиоида (расстояние измеряли от его дистального конца) и производили разрушение образца. Затем на расстоянии 10—15 мм ниже (дистально) и выше (проксимально) производили разрез кости и вычисляли моменты инерции. Испытание кости проводили на машине ZM-20 (ГДР) в специальном приспособлении, разработанном в отделе эволюционной морфологии Института зоологии им. И. И. Шмальгаузена АН УССР, позволяющем испытывать кость на изгиб.

Влияние разнообразия функций на строение подъязычного аппарата становится более понятным при анализе мышц, фиксирующихся на подъязычной кости: мышцы не только оказывают на кость формирующее действие, но также четко реагируют на изменение условий выполняемой работы.

Подъязычная кость оленей состоит из непарного тела (базигиоида), парных жаберного (тиреогиоид) и гиоидного рогов, в состав последних входят кератогиоид, эпигиоид, стилогиоид и тимпаногоид. Следует отметить, что большинство частей подъязычной кости имеют трубчатую структуру, обеспечивающую их легкость и прочность.

Базигиоид узкий, сжат дорсо-вентрально и краниально может нести слабо выраженный язычный отросток (пятнистый олень, благородный олень и лань) (рис. 1). Язычный отросток является дополнительной точкой фиксации для подбородочно-подъязычной мышцы, которая тянет подъязычную кость к нижней челюсти и вперед. Относительная масса мышцы у пятнистого, благородного оленей и лани составляет 12,1—21,3 %, у лося и косули — 7—11,4 %.

Базигиоид состоит из плотного и губчатого костного вещества. Последнее распределено, главным образом, в его центральной части.

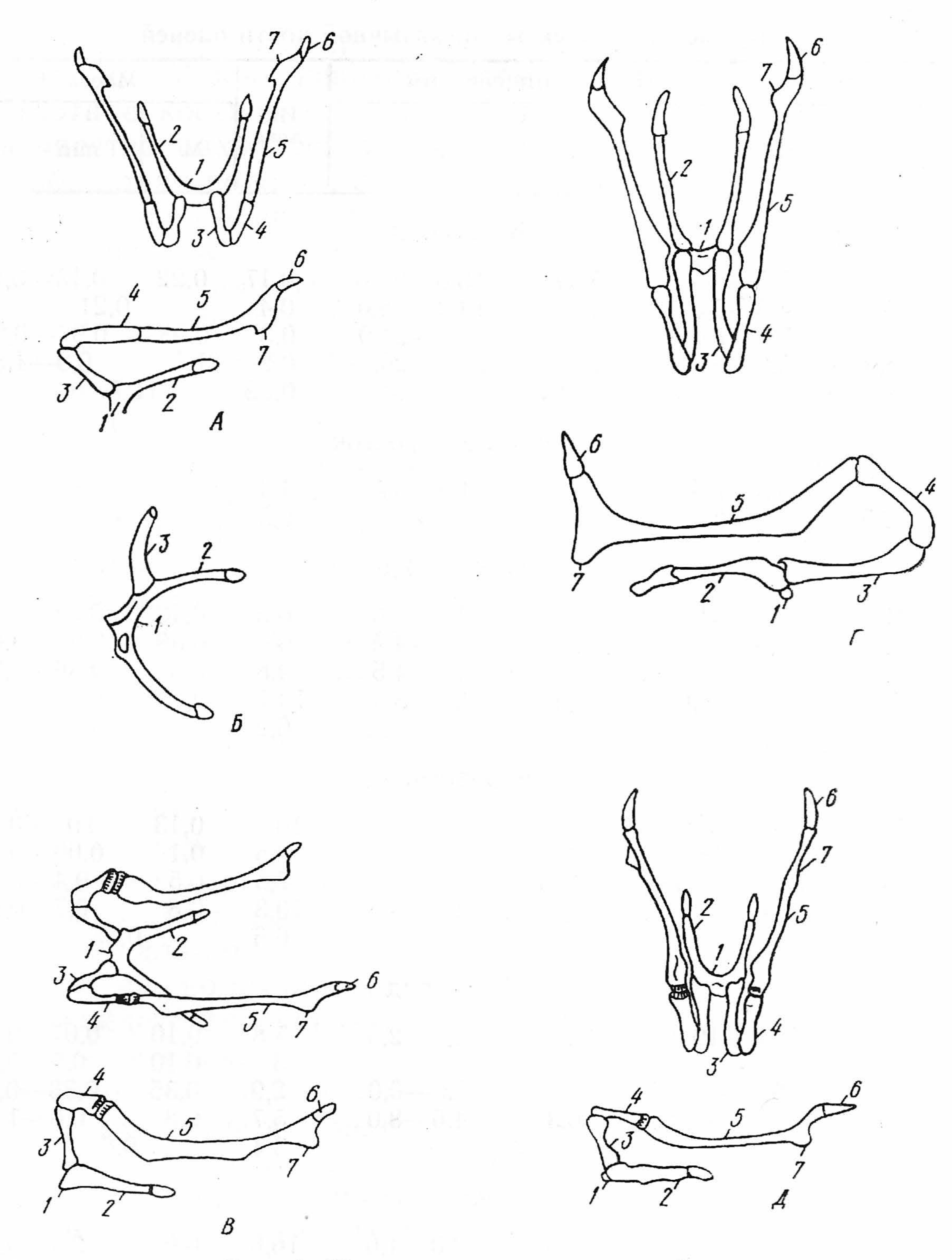


Рис. 1. Подъязычная кость оленей:

А — косули (вид спереди и с левой стороны); *Б* — пятнистого оленя (с левой стороны); *В* — лани (с левой стороны); *Г* — благородного оленя (спереди и с правой стороны); *Д* — лося (спереди и с левой стороны). *1* — базигиоид; *2* — тиреогиоид; *3* — кератогиоид; *4* — эпигиоид; *5* — стилогиоид; *6* — тимпаногиоид; *7* — шилоподъязычный угол.

Дорсо-каудально от базигиоида отходит длинный, округлый, но узкий тиреогиоид (рис. 1). Наиболее длинный тиреогиоид у благородного оленя и лося. Затем по выраженности этого признака следуют косуля, пятнистый олень и лань (таблица). Тиреогиоид соединяется с ростральным отростком щитовидного хряща гортани при помощи длинной (особенно у благородного оленя) связки (8—13 мм). Наличие длинной связки обеспечивает значительные смещения подъязычного аппарата относительно гортани.

Тиреогиоид имеет трубчатую структуру, т. е. состоит из плотного и губчатого костного вещества. Губчатое костное вещество находится по его концам, центральную часть занимает полость, достигающая значительных размеров у лося и отсутствующая у косули. Тиреогиоид является местом фиксации мышц языка, глотки и подъязычной кости. Суммарная относительная масса всех этих мышц у лося выше (19,3 %), чем у косули (15,2 %).

Соединение тиреогиоида с базигиоидом представлено синхондрозом, у более старых животных — синостозом; у косули (два наблюдения) был обнаружен слабо выраженный плоский сустав. Тиреогиоид с базигиоидом образуют угол, который больше всего у благородного оленя (148,5°)

Промеры и индексы подъязычной кости оленей

Вид	Длина, мм		Ширина, мм		Индекс	Масса, г		Относительная длина, %
	M	min — max	M	min — max		M	min — max	
				Базигиоид				
I	3	2,5—3,5	17,7	16,0—20,0	0,17	0,22	0,13—0,29	4,2
II	5	4,5—5,5	14	13,0—15,0	0,4	0,21		6,8
III	6	5,0—7,0	20	19,0—21,0	0,3	0,98	0,97—0,99	5,5
IV	5,8	5,0—6,5	25	24,0—26,0	0,2	1,1	0,9—1,3	5,6
V	7		32		0,22	1,7		6
				Язычный отросток				
III	7	6,5—7,5	5	4,5—5,5	1,4	—		—
IV	2,5	2—3	5		0,5	—		—
				Тиреогиоид				
I	31	27,0—34,0	3	2,0—4,0	10,3	0,13	0,07—0,18	43
II	24	22,0—26,0	4	3,5—4,5	6	0,08	0,07—0,09	33
III	39	38,5—39,5	4	3,5—4,5	9,8	0,37	0,36—0,38	36
IV	53,5	50,0—57,0	5,3	4,0—6,5	10,1	0,9	0,7 — 1,1	51
V	56		9		6,2	1,15		48
				Кератогиоид				
I	20	16,0—22,0	2		10	0,13	0,07—0,14	27,8
II	17	16,0—18,0	2		8,5	0,1	0,09—0,11	23,3
III	30	29,0—31,0	4		7,5	0,5	0,4—0,6	27,8
IV	44,5	43,0—46,0	4,3	3,5—5,0	10,3	0,8	0,7—0,9	42,8
V	33		5		6,6	0,55		28,4
				Эпигиоид				
I	18	17,0—19,0	2,3	2,0—2,5	7,8	0,10	0,07—0,12	25
II	12	11,0—13,0	4		3	0,10	0,9—0,11	16,4
III	16	15,0—17,0	5,5	5,0—6,0	2,9	0,35	0,33—0,37	14,8
IV	36	35,0—37,0	6,3	4,6—8,0	5,7	0,8	0,6—1,0	34,6
V	24		7		3,4	0,6		20,7
				Стилогиоид				
I	58	51,0—61,0	3,5	3,0—4,0	16,6	0,6	0,4—0,7	80,6
II	56	55,0—57,0	4	3,0—5,0	14	0,6	0,5—0,7	76,7
III	82	80,0—84,0	5	4,5—5,5	16,4	2	1,8—2,3	75,9
IV	100	95,0—105,0	6,7	5,5—8,0	14,9	5	3,5—6,5	96
V	117		6		19,5	4,6		101
				Тимпаногиоид				
I	10,6	8,0—13,0	3	2,5—3,5	3,5	0,07	0,04—0,10	14,7
II	6	5,5—6,5	4	3,5—4,5	1,5	0,06	0,05—0,07	8,2
III	11	10,5—11,5	4	3,5—4,5	2,8	0,19	0,18—0,20	10,2
IV	20	16,0—24,0	7,5	6,0—9,0	2,7	0,55	0,4—0,7	19,2
V	23		8		2,9	0,95		19,8

Примечание: I — косуля (7 особей); II — лань (2); III — пятнистый олень (2); IV — благородный олень (2); V — лось (1).

и пятнистого оленя (133°). У остальных видов он колеблется в пределах 116—123°.

Кранио-дорсально от базигиоида отходит узкий, с расширенными концами, округлый, довольно длинный кератогиоид (рис. 1). Наиболее длинный кератогиоид у благородного оленя и лося, у пятнистого оленя и лани — немного меньше (таблица). Кератогиоид представляет наиболее выраженную трубчатую структуру. Расширенные его концы покрывает геалиновый хрящ для соединения с базигиоидом и эпигиоидом. С базигиоидом кератогиоид образуют многоосный шаровидный сустав, головка которого находится на базигиоиде. У лани, благородного оленя

и косули (по одному наблюдению) суставная головка распространяется и на тиреогиоид. Между кератогиоидом и эпигиоидом имеется плоский сустав. Плотное костное вещество незначительной толщины. Губчатое костное вещество находится только у концов, всю длину кератогиоида занимает обширная полость, особенно крупная у лани и пятнистого оленя. Исключение составляет косуля, у которой губчатое костное вещество равномерно распределено по длине кератогиоида, но щелевидные пространства более выражены в средней части. Эта конструкция, по-видимому, является более жесткой, что отразилось также на мышцах. Так, суммарная относительная масса рожково-подъязычной и подъязычно-надгортанной мышц у косули больше (8,6 %), чем у лани (5,3 %) и пятнистого оленя (5,8 %).

Эпигиоид имеет вид столбика со слегка расширенными концами. Передний край его шире, чем задний. На эпигиоиде крепятся лишь отдельные пучки мышц, смещенные в эту часть. Он также состоит из плотного и губчатого костного вещества. У косули и лося губчатое вещество равномерно распределено по длине эпигиоида. У пятнистого, благородного оленей и лани имеется центральный канал.

Относительная длина эпигиоида уменьшается в такой последовательности: благородный олень — косуля — лось — лань — пятнистый олень (таблица). Ширина эпигиоида наибольшая у пятнистого оленя.

Эпигиоид соединяется с кератогиоидом плоским суставом, весьма подвижным у лани, благородного оленя и лося. Эпигиоид (вместе со стилогиоидом) резко поворачивает дорсо-каудально, приближаясь к кератогиоиду и тиреогиоиду, следовательно, угол между кератогиоидом и эпигиоидом находится в пределах 44—78,5°.

Стилогиоид длинный, сжат с боков, в нижней части изогнут (рис. 1). Изогнутость особенно выражена у благородного оленя, пятнистого оленя и лани, что свидетельствует о более выгодной с точки зрения механики конструкции, чем прямая форма. В верхней части стилогиоида имеется мощный шило-подъязычный угол. Если у крупных особей стилогиоид значительно длиннее, чем у мелких, то ширина его у последних больше.

Между стилогиоидом и эпигиоидом у большинства видов обнаружен плоский сустав, расположенный только между задними соединяющими частями; в передней части находится толстая стенка капсулы, затрудняющая обнаружение суставной щели. У пятнистого оленя между стилогиоидом и эпигиоидом существует синхондроз.

У всех исследованных видов среднюю часть стилогиоида занимает обширная полость. Дистальные и проксимальные концы заполнены губчатым веществом. Соотношение между плотным и губчатым веществом различно у оленей, что отражается на биомеханических показателях членика, которые мы рассмотрим несколько ниже.

Следует отметить, что тимпаногиоид у оленей соединяется с каменистой частью височной кости на уровне мыса среднего уха синостозом. Он имеет вид усеченного конуса, одетого толстым соединительнотканным чехлом и находится между барабанным пузырем каменистой части височной кости (вентро-латерально от основания наружного слухового прохода) и яремным отростком затылочной кости. Особенно близко тимпаногиоид подходит к основанию яремного отростка у лося, благородного оленя и лани, у пятнистого оленя и косули он значительно короче (таблица).

Подъязычная кость имеет у оленей тенденцию каудального смещения, о чем свидетельствует смещение тимпаногиоида к основанию яремного отростка и положение базигиоида относительно переднего конца основания мозгового отдела черепа. У благородного оленя смещение составляет 39 % длины основания мозгового отдела черепа, у лося — 32, у лани — 35, у косули 29, у пятнистого оленя 28,7 %.

Оценка механических свойств стилогиоида с помощью момента инерции поперечных сечений позволяет широко использовать палеонто-

логический материал для выяснения некоторых вопросов эволюции подъязычной кости. Вероятность обнаружения самого крупного стилогиоида из всех мелких частей подъязычного аппарата наиболее реальна.

Предел прочности стилогиоида при изгибе в точке разрушения у лани составляет 97,7, у пятнистого оленя — 71, у лося — 39,2, у косули — 16,3 кг/мм². Предельный разрушающий момент силы в рассматриваемом сечении у пятнистого оленя — 234, у лося — 210, у лани — 190, у косули — 20,4 кг·мм.

Изменение жесткости при изгибе (EI) стилогиоида показано на рис. 2. Как видно, в средней части стилогиоида величина жесткости меньше, чем в проксимальном и дистальном направлении. У лани и косули жесткость мало изменяется по длине стилогиоида по сравнению с крупным лосем и пятнистым оленем, что, по-видимому, свидетельствует о действии на кость меньших изгибающих нагрузок. Следовательно, средняя часть стилогиоида полнее характеризует биомеханические свойства кости как органа.

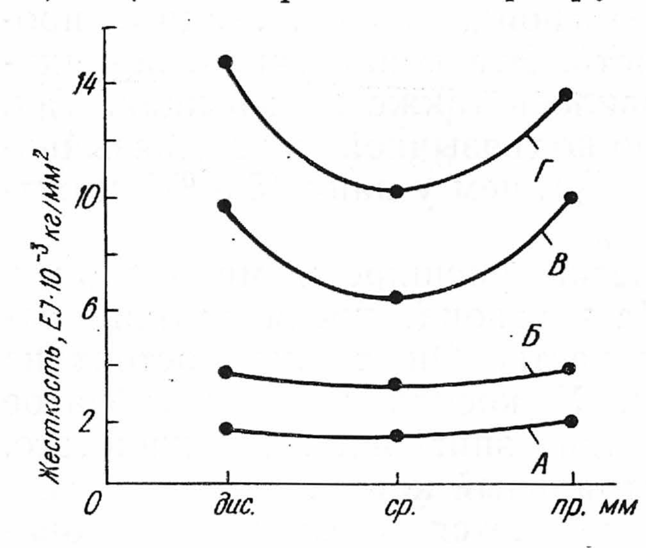


Рис. 2. Изменение жесткости по длине стилогиоида:
А — косуля; *Б* — лань; *В* — пятнистый олень; *Г* — лось.

Боголюбов Н. Н. Энергетический метод функционального исследования в биологии.— В кн.: Проблемы происхождения, эволюции и породообразования домашних животных. М.; Л., 1940, с. 411—438.

Мельник К. П., Клыкова В. А. Распределение костной ткани по длине трубчатых костей некоторых млекопитающих.— Докл. АН УССР, 1976, **1**, с. 84—86.

Рудик С. К. Возрастные и видовые особенности лицевого отдела черепа у домашнего быка: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Киев, 1970.— 20 с.

Andres J. Kritisches zur Anatomie des Lungenbeines.— Anat. Anz., 1925, 60, p. 289—309.

Braun M. Bemerkungen uber des Lungenbein von Mustela Martes.— Zool. Anz., 1906, **29**, p. 674—675.

Gregoire R. Z'Appareil hyoidien de l'Homme phylogénie et ontologie.— J. Anat. Physiol., 1909, **19**, p. 565—597.

Jozef jordan. Os hyoide et sa jointure au larynx chez les primates.— Acta biol. med., 1962, **14**, p. 75—111.

Howes G. On the Mammalian Hyoid with special reference to that of Lepus, Hyrax, Choelepus.— J. Anat. Physiol., 1896, **30**, N 10, p. 513—523.

Kampen P. N. Die Tympanalgegend des Säugetierschädels.— Morph. jahrb., 1905, **3**, p. 321—322.

Lelièvre A., Retterer E. Variation de l'appareil hyoidien des Mammifères.— C. r. Séanc. Soc. Biol. 1910, **68**, p. 986—989.

Monteiro H. B. Sur la nomenclature des piéces de l'appareil hyoidien.— Ibid., 1923, **2**, p. 609—610.

Rabl K. Ueber das Gebiet des Nervus facialis.— Anat. Anz., 1887, **2**, p. 219—227.

Spraque J. M. The hyoid region of placental Mammals with especial reference to the bats.— Amer. J. Anat., 1943, **72**, p. 385—472.

Wyrost P., Kucharczyk J. Analysis einiger Parameter des Hundesschädels hinsichtlich ihres morphologischen wertes.— Acta Theriologica, 1967, **12**, p. 18.

Wyrost P., Kucharczyk J. Über einige eigenschaften Gewisser Schädel.— Merkmale des östeuropäischen Wolfes.— Zoologica poloniae, 1968, **18**, N 1, p. 37—60.

Украинская сельскохозяйственная академия
Получено 01.12.82